

## Über die Abhängigkeit des Längenwachstums der Wurzel und des Stengels von ihrer Lage<sup>1)</sup>.

Von Reinhold Nemeček (Wien).

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität in Wien,  
Nr. 187 der zweiten Folge.)

(Mit 3 Textabbildungen.)

Von verschiedenen Forschern wurde die Frage untersucht, inwiefern das Wachstum der Pflanzen beeinflusst wird, wenn man sie zwingt, in inverser Stellung zu wachsen, da nach der Annahme von Sachs (S. 811) nur dann ein Einfluß auf das Längenwachstum (positiv geotropischer Organe) zu konstatieren wäre, „wenn die Schwerkraft die Längsachse des Organes unter irgendeinem Winkel schneidet.“ und demzufolge sich in normaler oder inverser Stellung kein Einfluß der Schwerkraft auf das Wachstum geltend machen sollte. In übereinstimmender Weise haben die Versuche Elfving's, Richters, Rays, Raciborskis, Herings und Vöchtings ergeben, daß sowohl negativ als auch positiv geotropische Organe in der Inversstellung eine mehr oder weniger große Wachstumshemmung erleiden.

Abgesehen von einer Reihe von Messungen Vöchtings über die Zellängen in horizontalen Zweigen, handelte es sich bei allen diesen Beobachtungen um die Messung des Wachstums in der inversen Lage.

Auf eine Erklärung der beobachteten Wachstumshemmungen wurde jedoch nirgends näher eingegangen, ebensowenig auf die Frage, wie sich das Wachstum in anderen, von der normalen und inversen verschiedenen Lagen verhalte. Dies zu untersuchen, war die Aufgabe der vorliegenden Arbeit.

Es war naheliegend, zunächst die geometrisch markanten Punkte mit den Ablenkungswinkeln von  $45^\circ$ ,  $90^\circ$  und  $135^\circ$  zur Untersuchung heranzuziehen und mit der bereits hinlänglich untersuchten inversen und mit der normalen Lage in Vergleich zu bringen.

Die Methode, welche dabei zur Anwendung kam, knüpfte an die Herings an, der bei seinen Versuchen mit Wurzeln diese durch dünne Glasröhrchen in der Inverslage fixiert hat. Denn es handelte sich bei den Versuchen darum, eine Versuchsanstellung zu erzielen, bei welcher eine größere Anzahl von Versuchspflanzen, jede einzelne für sich leicht zu handhaben, bei guter Beobachtungsmöglichkeit dauernd in der ge-

<sup>1)</sup> Vorliegende Ausführungen sind ein Auszug aus einer mit Tabellen belegten Arbeit, die im Archive des Dekanates der philosophischen Fakultät in Wien erliegt.

wünschten Lage fixiert und dabei eine geotropische Krümmung ausgeschlossen werden konnte.

Es wurden also eigene Gestelle angefertigt, an denen Glasröhren von entsprechendem Kaliber befestigt werden konnten, in welche dann die Wurzeln, bzw. die Stengel, hineinwuchsen.

Die beigegebenen drei Abbildungen mögen die Versuchsanstellung veranschaulichen.

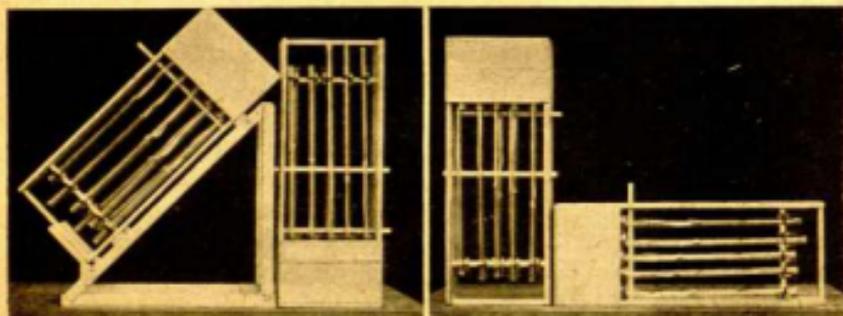


Abb. 1 und 2: Ein Versuch mit *Helianthus annuus*, 16. Juni 1922.

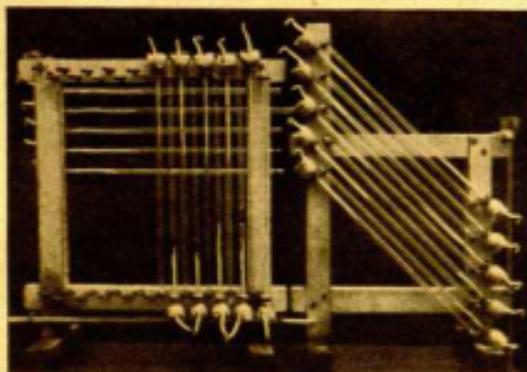


Abb. 3: Ein Versuch mit *Pisum sativum*, 30. Juni 1922.

Diese Einrichtung ermöglichte es, jedes einzelne Versuchsobjekt genau beobachten und bequem messen zu können, ohne es aus seiner Lage verschieben zu müssen.

Das Messen erfolgte bei Stengeln durch einfaches Anlegen eines Maßstabes, bei Wurzeln durch Abgreifen mit einem Meßzirkel.

Im folgenden sollen nun die Ergebnisse der Versuche für Stengel und Wurzel getrennt besprochen werden.

## 1. Versuche mit Stengeln.

Als Versuchspflanzen dienten Keimpflanzen von *Phaseolus coccineus* (= *Ph. multiflorus*) und *Helianthus annuus*.

Wie aus den Messungen hervorgeht, ist in allen von der normalen Stellung abweichenden Lagen der Pflanzen eine Hemmung des Längenwachstums zu beobachten. Zieht man aus den berechneten Durchschnittswerten für jede der beiden Versuchspflanzen den Gesamtdurchschnitt, so ergeben sich folgende Wachstumshemmungen:

Bei einer Ablenkung um . . .	45°	90°	135°	180°
für <i>Phaseolus coccineus</i> . . . .	9.2%	19.1%	25.7%	1.7%
„ <i>Helianthus annuus</i> . . . .	10.7%	21.4%	21.9%	7.3%

Daraus geht hervor, daß die Hemmung bei einer Ablenkung um 135° am größten ist; ihr zunächst steht jene bei einer Ablenkung um 90° — insbesondere bei *Helianthus annuus* —, weitaus geringer ist die Hemmung, welche bei einem Ablenkungswinkel  $\gamma = 45^\circ$  auftritt, am geringsten jene in der Inversstellung.

Eine Erklärung dieser Tatsachen dürfte sich aus folgender Überlegung ergeben:

Die unter einem Winkel angreifende Schwerkraft  $g$  läßt sich in zwei Komponenten zerlegen, von denen die eine, als  $b$  bezeichnete, senkrecht zur Organachse angreift, während die andere,  $a$ , parallel der Längsachse wirkt. Aus den Untersuchungen von Sachs geht hervor, daß allein die senkrecht angreifende Komponente  $b$  tropistisch wirksam ist und die geotropischen Wachstumsbewegungen der gereizten Pflanzenorgane bewirkt. Nach dem von ihm aufgestellten und von Fitting näher begründeten Reizmengengesetze ist die Größe dieser tropistisch wirksamen Komponente  $b = g \sin \gamma$ . Demnach ist die geotropische Erregung direkt proportional den Sinuswerten des Ablenkungswinkels  $\gamma$ . Allein schon Fitting selbst hat angegeben, daß dieses Gesetz, besonders bei abnehmender Größe des Ablenkungswinkels, nur annähernd mit den tatsächlichen Beobachtungen in Einklang zu bringen ist. Eiß hat nun gezeigt, daß tatsächlich von den zwei Komponenten der schräg angreifenden Schwerkraft nicht die senkrechte allein in Betracht gezogen werden dürfe, sondern daß „der Erregungszustand und der sichtbare Effekt die Folge der Einwirkung der beiden Komponenten“ sei. Es darf also die Längskomponente der Schwerkraft keinesfalls vernachlässigt werden, denn wenn sie auch nicht tropistisch wirkt, so wirkt sie doch sicher tonisch auf den geotropischen Reizvorgang ein.

Auf die vorliegenden Versuche angewendet, ergibt sich aus dem Gesagten folgendes:

Hier handelte es sich nicht um die Reaktion auf den geotropischen Reiz durch die ausgelöste, krümmende Wachstumsbewegung, sondern

diese wurde im Gegenteil durch die Art der Versuchsanstellung mit Absicht künstlich verhindert. Es liegt nun nahe, daß eben durch diese absichtliche Verhinderung einer sonst eingetretenen Wachstumsbewegung eine Hemmung zum Vorschein kommen muß. Diese Hemmung wird offenbar um so größer sein, je stärker einerseits die geotropische Induktion war, auf die zu reagieren verhindert wurde und je weniger andererseits — nach Reiß — die mittägige Längskomponente hemmend einwirkte.

Es ist hier nötig, sich ein Bild von der Größe der beiden, in den verschiedenen Lagen wirksamen Komponenten zu machen:  $b$  sei die senkrecht angreifende,  $a$  die Längskomponente,  $\gamma$  der Ablenkungswinkel aus der normalen Lage. Dann ist  $b = g \sin \gamma$ ,  $a = g \cos \gamma$ . Daraus ergeben sich folgende Werte:

$$\begin{array}{lll} \text{Wenn } \gamma = 0^\circ, & \text{dann ist } b = 0, & a = g \\ \text{„ } \gamma = 45^\circ, & \text{„ } b = g \frac{1}{\sqrt{2}}, & a = g \frac{1}{\sqrt{2}} \\ \text{„ } \gamma = 90^\circ, & \text{„ } b = g, & a = 0 \\ \text{„ } \gamma = 135^\circ, & \text{„ } b = g \frac{1}{\sqrt{2}}, & a = -g \frac{1}{\sqrt{2}} \\ \text{„ } \gamma = 180^\circ, & \text{„ } b = 0, & a = -g. \end{array}$$

Daraus geht hervor: Bei einer Ablenkung von  $0^\circ$  oder  $180^\circ$ , d. h. bei normaler, aufrechter oder inverser Lage ist die tropistische Komponente  $b = 0$ , es kommt zu keiner geotropischen Krümmung. Die Komponente  $a$  ist in beiden Lagen ihrer absoluten Größe nach gleich  $g$ , d. h. die Schwerkraft wirkt in ihrer Gesamtheit tonisch. Es darf aber nicht übersehen werden, daß die Vorzeichen in beiden Lagen entgegengesetzt sind, bei  $0 + g$ , bei  $180^\circ - g$ . Dies steht im Einklange damit, daß sie bei normaler, aufrechter Stellung der Pflanze der Wachstumsrichtung des Stengels entgegen, bei inverser Lage aber im Sinne derselben wirkt.

Nun ist es aber eine Erfahrungstatsache, daß invers gestellte Pflanzenorgane in ihrem Längenwachstum gehemmt werden. Es liegt daher nahe, die in der Längsrichtung wirkende Schwerkraftkomponente dafür verantwortlich zu machen, indem sie derart auf die „Stimmung“ der sensiblen Struktur einwirkt, daß eine Wachstumshemmung in der inversen Lage auftritt.

Bei horizontaler Lage ist die tropistische Komponente  $b = g$ , die tonische  $a = 0$ . Es ist also die optimale geotropische Reizlage. Die Induktion ist eine sehr starke, die Reaktion auf sie wird jedoch künstlich verhindert und es kommt zu der starken Wachstumshemmung. Daß sie bedeutend größer ausfällt als in der inversen Lage, dürfte so zu erklären sein, daß anscheinend der Effekt eines tropistischen Reizes größer ist, als der eines absolut gleich großen tonischen.

In den beiden Lagen, um  $45^\circ$  und  $135^\circ$  abgelenkt, sind die beiden Komponenten gleich groß, doch ist die tonische Komponente  $a$  bei  $45^\circ$  positiv, bei  $135^\circ$  negativ bezeichnet, d. h. sie wirkt im ersteren Falle der Wachstumsrichtung des Stengels entgegen, im zweiten Falle ist sie ihr gleichgerichtet. Der Effekt muß daher in beiden Fällen entgegengesetzt sein. Und in der Tat ist die Hemmung bei  $45^\circ$  eine verhältnismäßig geringe, es wirkt ja nur ein Teil der Schwerkraft tropistisch — aber schon dieser Teil zeitigt einen größeren Effekt, als wenn die ganze Schwerkraft tonisch angreift — und außerdem wirkt eine positiv bezeichnete tonische Komponente, die — nach Riß — hemmend gegenüber der tropistischen auftritt. Bei einer Ablenkung um  $135^\circ$  wirkt die tonische Längskomponente wieder im Sinne der Wachstumsrichtung, wodurch ein wachstumshemmender Stimulus hervorgerufen wird. Es summieren sich also die beiden Reizeffekte in einem das Wachstum hemmenden Sinne und dieses wird in der  $135^\circ$ -Stellung am stärksten gehemmt.

Jedenfalls muß man die Wirkungsweise der tonischen Längskomponente streng sonders in jene Fälle, wo sie entgegen der Wachstumsrichtung des betreffenden Organes wirkt, das ist bei negativ geotropischen in den Lagen oberhalb der Horizontalen, und in jene Fälle, wo sie im Sinne derselben wirkt, also in den Lagen unterhalb der Horizontalen. Der Effekt muß in beiden Gruppen jedenfalls ein entgegengesetzter sein und dies scheint Riß übersehen zu haben.

Die Reizvorgänge, die sich in den, in solche abnorme Lagen gezwungenen Versuchspflanzen abspielen, dürften sich wohl kaum auf geotropische Reizwirkungen allein beschränken, sondern es werden sich im Gegenteil sehr komplizierte Vorgänge abwickeln, die sich der näheren Beobachtung und Messung entziehen. Abgesehen von den zu überwindenden Reibungswiderständen, die naturgemäß nicht in allen Lagen gleich sein werden und die ein leider unvermeidlicher Mangel der Versuchsanstellung sind, und den damit verbundenen thigmotropischen Reizen, wird gewiß auch der Autotropismus keine unwesentliche Rolle spielen.

## 2. Versuche mit Wurzeln.

Hier dienten Keimpflanzen von *Zea Mays* und *Pisum sativum* als Versuchspflanzen.

Auch bei diesen Versuchen zeigten sich in allen von der normalen abweichenden Lagen Wachstumshemmungen, deren Gesamtdurchschnitt folgende Werte ergibt:

Bei einem Ablenkungswinkel von	$45^\circ$	$90^\circ$	$135^\circ$	$180^\circ$
für <i>Zea Mays</i> . . . . .	0.4%	4.9%	24.9%	22.6%
„ <i>Pisum sativum</i> . . . . .	5.9%	—	19.2%	14.1%

In horizontaler Lage zeigt *Pisum* keine Hemmung, sondern eine Förderung von 0·3%.

Es ergibt sich also auch bei Wurzeln unter einem Ablenkungswinkel von  $135^\circ$  aus der normalen Lage die größte Hemmung. Die Erklärung ist genau dieselbe wie für die Stengel, nur daß hier, wo es sich um positiv geotropische Organe handelt, die Längskomponente der Schwerkraft die „Stimmung“ dann mit wachstumshemmendem Erfolge beeinflußt, wenn sie entgegen der Wachstumsrichtung wirkt, also in den Lagen oberhalb der Horizontalen.

Ein weiterer Unterschied im Verhalten von Wurzeln und Stengeln zeigt sich in der horizontalen Lage. Während letztere dauernd eine sehr starke Wachstumshemmung aufweisen, die nicht weit hinter jener in der  $135^\circ$ -Stellung zurückbleibt, ist dies bei den Wurzeln nur während des ersten Abschnittes der Versuchsdauer der Fall. Nach etwa drei- bis viertägiger Dauer des Versuches hört die Hemmung ziemlich unvermittelt auf, um im Gegenteile einer Förderung Platz zu machen, die in manchen Fällen — speziell bei *Pisum sativum* — so weit gehen kann, daß schließlich die horizontal gelegten Wurzeln alle anderen an Länge übertreffen.

Eine Erklärung dafür ist vielleicht damit gegeben, daß positiv geotropische Wurzeln, die längere Zeit hindurch einer Schwerkraftwirkung ausgesetzt werden, ihre orthotropischen Eigenschaften aufgeben und plagiotrop (in manchen Fällen sogar negativ geotropisch) werden, wie aus den Arbeiten von Némec, Lundegårdh, Jost und Stoppel hervorgeht. Infolgedessen hört dann die tropistische Komponente auf, ihre Wirkung geltend zu machen, die Wachstumshemmung findet ihr Ende und es tritt die Gegenreaktion als Wachstumsförderung zutage.

#### Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Alle von der normalen abweichenden Lagen veranlassen in der Regel bei künstlicher Verhinderung der geotropischen Krümmung, sowohl bei negativ als auch bei positiv geotropischen Organen, Wachstumshemmungen.

2. Diese Hemmung ist — in den untersuchten Stellungen — am größten bei einer Ablenkung um  $135^\circ$  aus der normalen Lage.

3. In der horizontalen Lage verhalten sich Wurzeln und Stengel verschieden. Letztere werden dauernd stark gehemmt; bei Wurzeln tritt zuerst eine starke Hemmung auf, die nach längerer Versuchsdauer in eine Wachstumsbeschleunigung umschlägt.

4. Die Schwerkraft ist auf Grund ihrer Wirkungsweise in zwei Komponenten zu zerlegen, von denen die eine, senkrecht zur Organachse angreifend, tropistisch, die andere, der Längsachse parallele,

tonisch wirkt. Die Wirkungsweise der letzteren ist dann wachstumshemmend, wenn sie bei negativ geotropischen Organen im Sinne der Wachstumsrichtung wirkt, bei positiv geotropischen Organen jedoch, wenn sie der Wachstumsrichtung entgegenwirkt, d. h. bei Ablenkung aus der normalen Lage um einen Winkel über  $90^\circ$  bis  $180^\circ$ .

#### Literaturnachweis.

- Elfvig F., Beitrag zur Kenntnis der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen. Acta Soc. Scient. Fennicae, Bd. 2, 1880.
- Fitting H., Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 41, 1905.
- Hering G., Untersuchungen über das Wachstum invers gestellter Pflanzenorgane. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 40, 1904.
- Joat L. und Stoppel R., Studien über Geotropismus. Zeitschr. f. Bot., Bd. 4, 1912.
- Königsberger V., Tropismus und Wachstum. Utrecht (A. Osthoek), 1922.
- Lundegårdh H., Über Beziehungen zwischen Reizgröße und Reaktion bei der geotropischen Bewegung und über Autotropismus. Botaniska Notiser, 1918
- Die Ursachen der Plagiotropie und die Reizbewegungen der Nebenwurzeln. 1. Teil: Lunds. Ak. Arss., Bd. 13, 1917; 2. Teil: ebenda, Bd. 15, 1919.
- Némec B., Über das Plagiotropwerden orthotroper Wurzeln. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 19, 1901, Heft 5.
- Ray J. in Rev. générale d. Bot., Bd. 9, 1897.
- Raciborski M., Morphogenetische Versuche. Flora, Bd. 87, 1900.
- Richter J., Über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. Flora, 1894.
- Ricôme G., Comptes rendus, Bd. 137, 1903, pag. 204.
- Rid M. M., Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 53, 1914.
- Sachs J., Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., 1874.
- Sierp H., Neuere Arbeiten über Photo- und Geotropismus. Zeitschr. f. Bot., 11. Jahrg., Heft 10.
- Vöchting H., Organbildung im Pflanzenreich. 1. Teil, 1878; 2. Teil, 1884.
- Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn, 1882.
- Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. 2 Bde. Tübingen, 1918.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical  
Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift](#)  
= Plant Systematics and Evolution

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [071](#)

Autor(en)/Author(s): Nemecek Reinhold

Artikel/Article: [Über die Abhängigkeit des  
Langenwachstums der Wurzel und des Stengels von ihrer  
Lage. 255-261](#)